



УДК 582.261.1:57.06(262.5)

# МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

2016. Т. 1. № 1. С. 43-63

ISSN 2499-9768 print

ISSN 2499-9779 online

**Е. Л. Неврова**, докт. биол. наук, в. н. с.

ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ

## СТРУКТУРНЫЕ ОСНОВЫ РЕГИОНАЛЬНЫХ ОТЛИЧИЙ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ДОННЫХ ДИАТОМОВЫХ (BACILLARIOPHYTA) ЧЁРНОГО МОРЯ

Важной задачей сохранения микроводорослей Чёрного моря является оценка разнообразия диатомовой флоры и выявление закономерностей его формирования. Работа сфокусирована на анализе разнообразия бентосных диатомовых в регионах северного шельфа Чёрного моря и причин их различий на разных уровнях таксономической иерархии. На основе собственных и литературных данных проведена ревизия региональных флор Bacillariophyta и осуществлена оценка разнообразия с помощью индексов таксономической отличительности TaxDI. Современное таксономическое богатство диатомовых бентоса Чёрного моря насчитывает 1094 вида и ввт (953 вида, 149 родов, 61 семейство, 32 порядка и 3 класса). У берегов Крыма отмечено 884 вида и ввт (81% общего числа видов диатомовых Чёрного моря), в СЗЧМ – 556 (51%), у побережья Болгарии – 271 (25%), Румынии – 358 (33%), Кавказа – 310 (28%). Прослежено отклонение показателей индексов TaxDI от среднеожидаемого уровня для Чёрного моря в целом, которое зависит от строения филогенетических ветвей в каждом из трёх классов. Наибольшее влияние на формирование древа Bacillariophyta оказывают олиго- и моновидовые ветви. Характер отклонения структуры региональных флор диатомовых от среднеожидаемого уровня обусловлен видами, формирующими моно- или олиговидовую ветвь вплоть до уровня порядка. Подобные 33 вида отмечены в нескольких регионах. При их исчезновении из состава региональной флоры элиминируется целая ветвь из иерархического древа диатомовых, поэтому им присвоен ранг высокой таксономической исключительности. Особо выделена группа из 12 регион-специфичных видов с рангом наивысшей исключительности, обнаруженных однократно лишь в одном из регионов. Элиминация такого вида из флоры региона приводит к редукции моновидовой ветви (включая род, семейство и порядок) из флоры всего Чёрного моря. Это вызовет снижение таксономического разнообразия и изменение структуры древа Bacillariophyta как конкретного региона, так и архитектоники древа Bacillariophyta Чёрного моря в целом. Структура регионального древа диатомовых Крымского региона близка к среднеожидаемой структуре флоры Чёрного моря. Минимальное значение индекса TaxDI для Крыма (81.38) указывает на большую долю поливидовых ветвей в структуре древа, его максимальную видовую насыщенность (вид/род=7) и пониженную вертикальную выровненность. У Румынии значение TaxDI максимально (85.9), что обусловлено значительной долей моно- и олиговидовых ветвей и минимальной насыщенностью видами в структуре древа (вид/род=4).

**Ключевые слова:** донные диатомовые, Чёрное море, индексы таксономической отличительности, ранг таксономической исключительности, иерархическое древо Bacillariophyta, моно-, олиго-, поливидовые ветви.

За более чем столетний период исследований донных диатомовых Чёрного моря накоплен обширный материал по различным районам северного шельфа. Видовое богатство Bacillariophyta, по оценкам разных авторов, насчитывает до 200 000 видов [24], и его познание требует значительных усилий. Не-

смотря на то, что уже создано несколько синописов [3, 7, 8, 11], охват таксонов диатомовых бентоса далеко не завершен, поскольку значительная часть сублиторали, включая южную часть Чёрного моря, не исследована. Каждый изученный район прибавляет множество новых находок и видов, требующих

описания. Изменения в таксономии и появление данных по молекулярно-генетическим исследованиям также требуют регулярной инвентаризации. Отметим, что анализ флоры черноморских Bacillariophyta ранее был проведён на основе только ботанических подходов [3, 7, 8]. Таким образом, необходима система динамично обновляющихся знаний для создания списка видов диатомовых Чёрного моря и оценки их разнообразия, что является важнейшей задачей для сохранения и сбалансированного использования биоты.

Целью нашей работы является сравнительный анализ таксономического разнообразия бентосных диатомовых в регионах северного шельфа Чёрного моря и выявление причин их различий. Для этого необходимо провести ревизию флор на основе объединения собственных и литературных данных по различным регионам северного шельфа Чёрного моря и осуществить количественную оценку разнообразия Bacillariophyta с помощью формализованных методов.

**Материал и методы.** В основу работы положен собственный материал, собранный на 20 полигонах в северной части Чёрного моря (17 полигонов у побережья Крыма, 2 – у побережья Кавказа, 1 – в районе Филлофорного поля Зернова). Всего обработано 554 пробы; выполнено 6056 микрофотографий на световом, 1365 – на сканирующем электронном микроскопе [4]. Проведена ревизия литературных данных из более чем 60 источников по исследованиям донных диатомовых у побережья Болгарии, Румынии, Крыма и Кавказа, а также северо-западной части Чёрного моря. Составленные для каждого региона списки видов дополнили таксономический банк знаний, созданный в программе ACCESS [27].

Количественная оценка таксономического разнообразия донных диатомовых подразумевает анализ иерархической организации таксоцены Bacillariophyta, состоящего из трёх классов (Coscinodiscophyceae, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae), каждый из которых обладает определенной таксономической структурой. Разнообразие донных диатомовых оценено с помощью расчёта индекса таксономической отличительности TaxDI [32, 33], который определяет среднюю степень филогенетического сходства между встреченными видами диатомовых [5, 28]. Отличие индекса TaxDI от широко известных индексов видового разнообразия Шеннона, Симпсона, Маргалефа, Пилу состоит в том, что их количественная величина определяется чис-

лом видов (или биомассой особей) и выровненностью распределения особей между видами. Вследствие этого, упомянутые индексы можно применять для оценки разнообразия только при условии, когда методы отбора количественных проб, число и объем проб, а также характер биотопов известны и сопоставимы. Однако при анализе полученных в разное время разнородных массивов исторических данных, для которых неизвестны усилия пробоотбора, размер и количество отобранных проб, а также условия биотопов, применение данных индексов видового разнообразия недостаточно эффективно или вообще невозможно, поскольку не позволяет получить надёжные выводы [5, 21, 23].

Напротив, индекс TaxDI (и его составляющие – индекс средней таксономической отличительности  $\Delta^+$  и его варибельности  $\Lambda^+$ ) не имеют вышеотмеченных методических ограничений, а одним из его основных преимуществ является независимость от числа видов, обнаруженных при анализе различного количества проб в масштабах полигона или региона. Это позволяет выявлять региональные различия таксономической структуры диатомовых бентоса и оценивать отклонения значений индексов под воздействием экологических факторов от ожидаемого среднего уровня, рассчитанного для всего Чёрного моря в целом, используя массивы исторических данных, зачастую представленные лишь простыми списками видов. Характер распределения на графике точек, соответствующих отдельным пробам, содержащим разное число особей или видов, формирует воронку, суженная часть которой асимптотически приближается к условной средней величине TaxDI. Положение среднеожидаемой величины по отношению к оси ординат остаётся практически неизменным и не зависит от числа видов в пробах [32, 33].

Для оценки разнообразия только по списку видов и при неизвестном количестве проб индексы  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$  [32, 33] наиболее корректны. Они позволяют выявить аспекты разнообразия в биотопе на основе иерархического древа таксоцены, статистически достоверно оценить региональные различия таксономической структуры и охарактеризовать отклонения значений индекса от среднеожидаемого уровня. Применение обоих индексов для сравнительного анализа исторических данных, представленных как в количественном формате, так и в форме списков видов, позволяет получить статистически надёжную межрегиональную оценку структуры таксоценов в условиях влияния различ-

ных экологических факторов. Выявленные различия индексов  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$  будут наиболее надежными при проведении анализа структуры, начиная с субвидового уровня, т.к. в этом случае при расчёте усредненных длин таксономического пути (на основе которых строятся 95% доверительные воронки) учитывается наибольшее число иерархических уровней (в нашем анализе – 7, от внутривидового таксона до отдела). Индексы таксономической отличительности (TaxDI) для оценки таксономического разнообразия таксоценов диатомовых для регионов северной части Чёрного моря рассчитаны с помощью программы PRIMERv5 [16, 17, 32, 33].

Индекс средней таксономической отличительности AvTD ( $\Delta^+$ ) рассчитан как средняя условная «длина пути» между каждой парой видов, случайным образом взятых из регионального списка, до филогенетически общего узла на иерархическом древе таксоценов (формула 1):

$$\Delta^+ = [\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}] / [S(S-1)/2] \quad (1),$$

где:  $\omega_{ij}$  – таксономическая длина пути между видами  $i$  и  $j$ ;  $S$  – число видов в сообществе.

Показатель  $\Delta^+$  характеризует вертикальную таксономическую «выровненность» таксоценов диатомовых данного региона, т.е. пропорциональность в соотношении числа таксонов на предыдущем и последующем таксономическом уровнях вдоль условного таксономического древа таксоценов.

Индекс варибельности VarTD ( $\Lambda^+$ ) – это дисперсия попарных длин путей ( $\omega_{ij}$ ) между парами видов  $i$  и  $j$  по отношению к их средней величине ( $\Delta^+$ ) (формула 2):

$$\Lambda^+ = \{[\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}^2] / [S(S-1)/2]\} - [\Delta^+]^2 \quad (2).$$

Показатель  $\Lambda^+$  отражает горизонтальную асимметричность таксономического древа по отношению к среднеожидаемому уровню, т.е. разную представленность низших таксонов в высших в пределах отдельных ветвей древа, замыкающихся на различных иерархических уровнях [32, 33].

Комбинация значений AvTD и VarTD на двумерном графике позволяет визуально отображать особенности таксономической структуры сравниваемых таксоценов диатомовых и обеспечивает надёжные выводы о различиях в структуре таксоценов в разных экологических условиях. Рассчитанные значения  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$  обычно располагаются графически в виде воронки, сходящейся в направлении увеличения числа обнаруженных видов (ось

ОХ). Границы такой воронки оконтуривают с 95% вероятностью пределы изменений средних величин таксономических расстояний и определяются на основе 1000-кратных случайных попарных перекombинаций.

Воронка создаётся для ряда дискретных случайно выбранных подмножеств ( $m = 20, 30, 40, \dots, 500$  и т.д.) видов (либо более высоких таксономических категорий) из всего списка видов (мастер-листа) в виде результирующих верхнего и нижнего пределов значений  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$  по отношению к среднеожидаемым расчётным значениям  $m$ . Положение точек значений индексов по отношению к границам воронки характеризует вероятность отвержения нуль-гипотезы об отсутствии достоверных отличий между значениями  $\Delta^+$  или  $\Lambda^+$ , рассчитанными для флоры донных диатомовых конкретного региона и усредненными значениями этих индексов, рассчитанными для всего списка видов Чёрного моря. Положение каждого значения индекса TaxDI на таком графике соответствует реальной станции (или пробе), что позволяет сравнивать различия в таксономической структуре и отклонения от среднеожидаемого уровня, рассчитанного для всего мастер-листа [32, 33].

При расчётах показателей TaxDI рассматривается идеальное филогенетическое древо, представляющее филогенетические взаимоотношения отдельных видов. Такое условное древо будет разделяться на кладограммы, в которых реальная степень близости (длина ветвей) между соседними таксономическими уровнями может быть определена с помощью молекулярных методов. Хотя в настоящее время эти методы применяются довольно широко, но для огромного большинства таксонов диатомовых такая информация пока недоступна. Применение же показателей таксономической отличительности позволяет количественно оценить длину ветвей между иерархическими уровнями таксономического древа.

Очевидно, что математический «вес» данного параметра должен возрастать по мере повышения рассматриваемого уровня. В расчётах принята следующая градация длины ветвей, соответствующая значимости каждого из возрастающих таксономических уровней (PRIMERv5): ввт – 3.5705, вид – 26.971, род – 43.256, семейство – 56.426, порядок – 81.532, класс – 100, отдел – 100.

Для решения задач нашей работы использована иерархическая классификация К. Линнея как основа для построения филогенетичес-

ких кладограмм. При этом таксономическое древо таксоцена диатомовых будет иметь 3 и более ветвей, исходящих из одного узла, тогда как в «правильных» кладограммах ветви могут разделяться только дихотомически [33].

Сходство между станциями оценено по коэффициенту Брэй-Куртиса [13]. Построение иерархического древа Bacillariophyta Чёрного моря выполнено в программе Dendroscope 2.7.4 [18].

**Результаты и обсуждение.** В результате объединения материалов собственных исследований (1985 – 2011) и опубликованных данных по 5 регионам (шельфы Болгарии, Румынии, СЗЧМ, Крыма и Кавказа) составлен чек-лист донных диатомовых Чёрного моря. По сравнению с последними данными [8, 26], он обновлён и к настоящему времени охватывает 1094 вида и ввт, принадлежащих к 953

видам, 149 родам, 61 семейству, 32 порядкам и 3 классам [4] (табл. 1). При составлении списка учтены все доступные нам изменения в таксономической системе Bacillariophyta [2, 14, 15, 19, 20, 22, 29, 30, 31, 34].

Наибольшее видовое богатство донных диатомовых отмечено у берегов Крыма – 882 вида и ввт (80.6% общего числа видов и ввт, зарегистрированных в Чёрном море) и СЗЧМ – 556 видов и ввт (50.6%), после исключения предположительно стенобионтных форм, обнаруженных лишь однократно в лиманах с исключительными экологическими условиями. В других регионах количество видов несколько ниже: у побережья Румынии – 357 видов и ввт (32.6%), Болгарии – 270 (24.7%), Кавказа – 309 (28.2%).

Табл. 1 Представленность бентосных Bacillariophyta в Чёрном море  
Table 1 Representativeness of Bacillariophyta at the Black Sea

Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид	Ввт
Coscinodiscophyceae	13	19	31	92	106
Fragilariophyceae	9	10	31	87	100
Bacillariophyceae	10	32	87	774	888
Всего	32	61	149	953	1094

Таксономическое сходство региональных флор донных диатомовых между всеми изученными районами Чёрного моря проанализировано с помощью коэффициента Брей-Куртиса по возрастающим уровням иерархического древа, то есть на уровне внутривидовых таксонов, видов, родов, семейств и порядков (табл. 2).

Отмеченное ранее [5] возрастание степени сходства при рассмотрении таксономических уровней более высокого ранга вызвано последовательным упрощением строения региональных таксономических древ при исключении более разветвленных низших уровней иерархии. Наиболее объективная оценка сходства состава флоры для разных пар регионов получается при сравнении разнообразия на самом низшем иерархическом уровне – уровне внутривидовых таксонов и видов.

Максимальное сходство состава диатомовой флоры, рассчитанное по коэффициенту Брэй-Куртиса для всех таксономических уровней, выявлено для прибрежных регионов Крым – СЗЧМ, где значения этого коэффициента достигали соответственно 61.1, 61.7, 96.5, 96.5 и 94.9. Вторая по значимости величина коэффициента отмечена на уровнях ввт и видов для регионов СЗЧМ – Румыния, а на уровнях родов, семейств и порядков – между регионами Кавказ – Румыния. Наименьших значений коэффициент сходства достигал для регионов Крым – Болгария (на всех уровнях) (см. табл. 2). Значения сходства между всеми остальными регионами находятся в диапазоне 50 – 80 %. Очевидно, что в пределах каждого региона сформированы комплексы диатомовых со своеобразной таксономической структурой.

Табл. 2 Сходство бентосной диатомовой флоры различных регионов Чёрного моря по возрастающим уровням иерархии (%)

Table 2 Similarity of benthic diatom flora from different Black Sea's regions along ascensional hierarchical levels (%)

	Болгария	Румыния	СЗЧМ	Крым
Виды и ввт				
Румыния	53.4	*	*	*
СЗЧМ	51.0	59.9	*	*
Крым	36.3	41.8	61.1	*
Кавказ	52	55.5	56.4	49.9
Виды				
Румыния	59.2	*	*	*
СЗЧМ	54.3	60.8	*	*
Крым	36.5	42.6	61.7	*
Кавказ	54.8	59.8	58.2	49.8
Роды				
Румыния	74.5			
СЗЧМ	72.3	76.6		
Крым	67.3	73.5	88.8	
Кавказ	74.8	78.4	76.8	78.3
Семейства				
Румыния	79.5			
СЗЧМ	79.2	81.6		
Крым	78.7	85.1	96.5	
Кавказ	85.7	90.2	86.5	87.9
Порядки				
Румыния	80.9			
СЗЧМ	82.4	85.7		
Крым	80.0	90.9	94.9	
Кавказ	82.6	94.1	87.3	92.6

Для более наглядного представления архитектоники иерархического дерева таксоцены донных диатомовых Чёрного моря построена его циклограмма (рис. 1).

Структура иерархического дерева таксоцены диатомовых может быть разделена на три типа элементов: моновидовые ветви содержат только один вид, олиговидовые – два, поливидовые – три вида и более. Для выявления причин, в наибольшей степени определяющих структуру дерева диатомовых бентоса, рассчитаны соотношения числа видов на иерархических ветвях с различной видовой насыщенностью на возрастающих таксономических уровнях. Проведена оценка ранга таксономической исключительности видов по степени разветв-

ленности ветви (см. рис. 1) и встречаемости вида в регионах.

Виды из семейств с высокой насыщенностью сливаются в общую ветвь уже на уровне рода или семейства. Эти виды близки филогенетически, поэтому элиминация одного или нескольких таких видов из флоры региона не приведет к исчезновению ветви на уровне рода, семейства и порядка, и в целом мало скажется на общей структуре иерархического дерева. Такие виды характеризуются низким рангом таксономической исключительности.

Виды, формирующие моно- или олиготаксонную ветвь вплоть до уровня порядка и встреченные в нескольких регионах, обладают рангом высокой таксономической исключи-

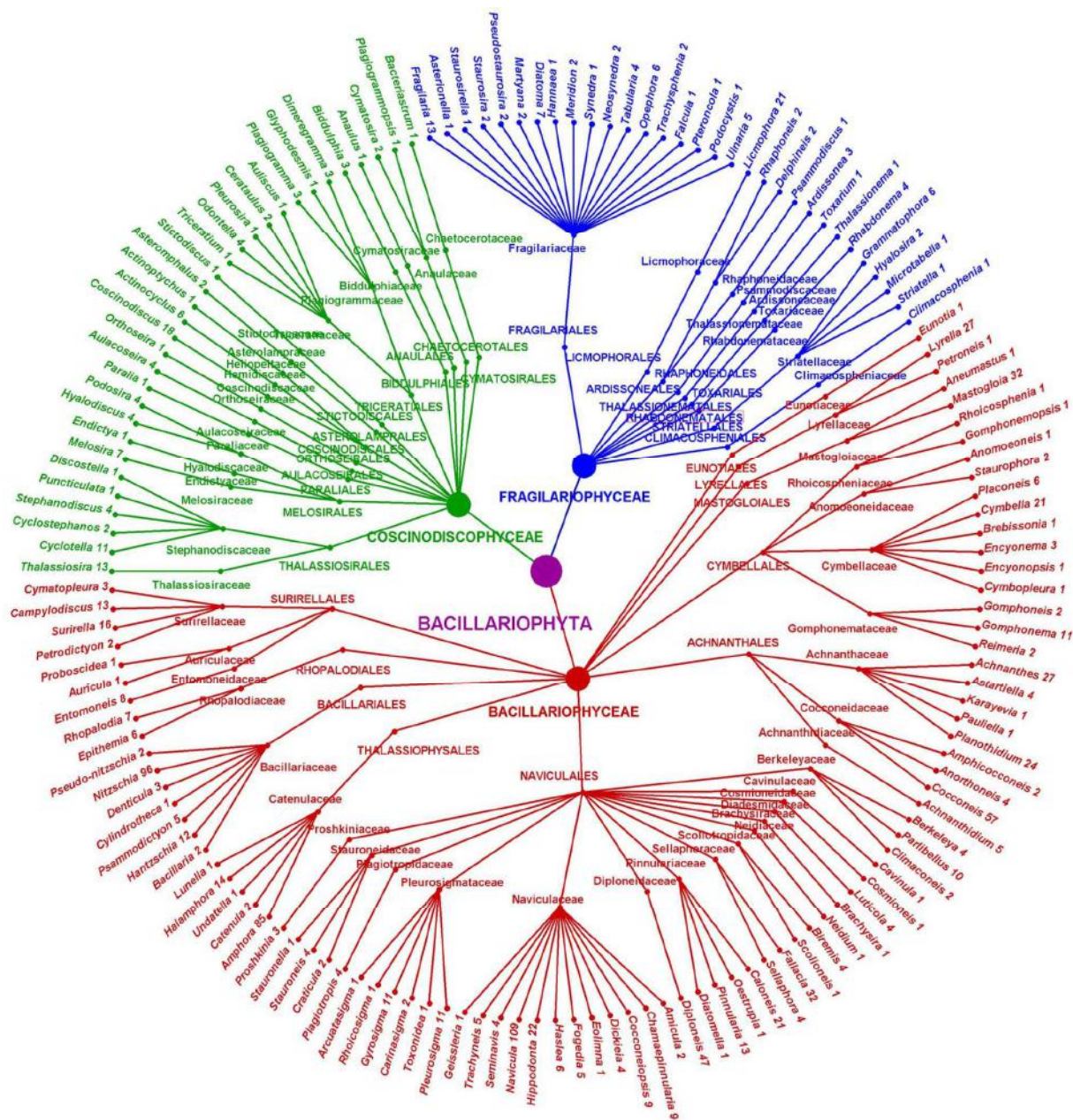


Рис. 1 Иерархическое древо диатомовых Чёрного моря. Цифрами указано количество видов и ввт в роде  
 Fig. 1 Hierarchical tree of Black Sea benthic diatoms. Number is marked the quantity of species and intraspecific taxa in genus

тельности. В случае элиминации каждого такого вида из региональной флоры исчезнет целая филогенетическая ветвь, включающая род, семейство и порядок, что определит заметные изменения в таксономической структуре диатомовых региона. В классе Coscinodiscophyceae таких видов отмечено 21, Fragilariophyceae – 10, Bacillariophyceae – 2 (табл. 3).

В составе моно- и олиговидовых таксонов особо выделены регион-специфичные виды, встречающиеся только в одном из изученных регионов, которым присвоен ранг наивысшей таксономической исключительности. У берегов Крыма выявлено 6 таких видов, у Румынии и в СЗЧМ – по 3 (табл. 4).

Табл. 3 Виды с высоким рангом таксономической исключительности  
Table 3 Species with high rank of taxonomic exclusiveness

Вид	Род	Сем.	Пор.	Класс	Регион	
<i>Actinoptychus senarius</i>	1	1	1	Coccinodiscophyceae	Болгария, СЗЧМ, Крым	
<i>Aulacoseira distans</i>	1	1	1		Румыния	
<i>Aulacoseira granulata</i>					Румыния, СЗЧМ, Крым	
<i>Aulacoseira islandica</i>					Румыния	
<i>Aulacoseira italica</i>					Румыния, СЗЧМ	
<i>Asteromphalus flabellatus</i>					1	1
<i>Asteromphalus robustus</i>	1	1	1		Румыния, Крым	
<i>Anaulus minutus</i>	1	1	1		Болгария, СЗЧМ, Крым	
<i>Auliscus sculptus</i>	1	1	1		СЗЧМ, Крым	
<i>Cerataulus smithii</i>	1				СЗЧМ, Крым, Кавказ	
<i>Cerataulus turgidus</i>					Румыния, Крым	
<i>Pleurosira laevis</i>					Румыния, СЗЧМ, Крым	
<i>Triceratium antediluvianum</i>	1				Все регионы	
<i>Bacteriastrum hyalinum</i>	1	1	1		СЗЧМ, Крым	
<i>Paralia sulcata</i>	1	1	1		Все регионы	
<i>Glyphodesmis distans</i>	1	1	1		Все регионы	
<i>Cymatosira belgica</i>	1	1	1		Крым, СЗЧМ, Кавказ	
<i>Plagiogrammopsis</i> sp.	1				Крым	
<i>Endictya oceanica</i>	1	1	1		Румыния, СЗЧМ, Крым, Кавказ	
<i>Biddulphia rostrata</i>	1	1	1		СЗЧМ, Крым, Кавказ	
<i>Biddulphia vesiculosa</i>					Румыния	
<i>Ardissonea crystallina</i>	1	1	1		Все регионы	
<i>Ardissonea baculus</i>					Все регионы	
<i>Ardissonea robusta</i>					Крым	
<i>Climacosphenia moniligera</i>	1	1	1		СЗЧМ, Болгария	
<i>Delphineis minutissima</i>	1	1	1		СЗЧМ, Крым	
<i>Delphineis surirella</i>					СЗЧМ, Крым, Кавказ	
<i>Rhaphoneis amphiceros</i>	1	1	1		Крым, Кавказ	
<i>Psammodiscus nitidus</i>	1	1	1		Все регионы	
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	1	1	1		Все регионы	
<i>Toxarium undulatum</i>	1	1	1		Все регионы	
<i>Anomooneis spaerophora</i>	1	1	1		Bacillariophyceae	СЗЧМ, Крым
<i>Proshkinia complanatoides</i>	1	1	1			СЗЧМ, Крым

Табл. 4 Регион-специфичные виды диатомовых с наивысшим рангом таксономической исключительности  
Table 4 Region-specific diatom species with highest rank of taxonomic exclusiveness

Вид	Род	Сем.	Пор.	Класс	Регион
<i>Brachysira aponina</i>	1	1	1	Bacillariophyceae	СЗЧМ
<i>Proshkinia complanatula</i>	1	1			СЗЧМ
<i>Cavinula lacustris</i>	1	1			Румыния
<i>Neidium binodis</i>	1	1			Крым
<i>Amicula speculum</i>	1	1			
<i>Astartiella bahusiensis</i>	1	1			
<i>Astartiella producta</i>	1				
<i>Astartiella</i> sp.1DV	1				
<i>Pauliella taeniata</i>	1	1	1	Coccinodiscophyceae	СЗЧМ
<i>Stictodiscus nitidus</i>	1	1	1		Румыния
<i>Orthoseira roeseana</i>	1	1	1	Fragilariophyceae	Румыния
<i>Hannaea arcus</i>	1	1	1		



Элиминация подобного вида из флоры региона приводит к исчезновению целой филогенетической ветви (включая род, семейство или порядок со специфическим геномом) из флоры Чёрного моря. Это может вызвать понижение таксономического разнообразия и заметные изменения структуры таксоцены как конкретного региона, так и архитектуры иерархического дерева Bacillariophyta Чёрного моря в целом.

Следует отметить, что виды *Orthoseira roeseana* и *Hannaea arcus*, зарегистрированные у побережья Румынии Н. Бодяну [12], относятся к пресноводно-солонатоводным формам, и не достигают массового развития в морском микрофитобентосе.

При проведении сравнительного анализа для разных таксономических групп зообентоса было показано [33], что изменение числа филогенетически близких видов в общем списке на 7 – 10 % (в ту или иную сторону) не приводит к заметным изменениям в результатах расчетов индексов TaxDI. Учитывая это, в нашем случае при изначальном числе донных диатомовых Чёрного моря в 1094 видов и ввт, заметные изменения в результатах анализа последуют только после изменения общего числа видов в списке более чем на 100 – 110 единиц.

Однако появление или исчезновение даже малого числа филогенетически обособленных видов с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности может привести к заметному изменению структуры таксономического дерева региональной флоры и значений индексов TaxDI, что определяет значимость подобных видов в отношении их сохранения. Виды с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности, филогенетически обособленные от остальных видов в таксоцене, имеют высший приоритет

сохранения по сравнению с видами, филогенетически близкими со многими другими, поскольку обособление видов из первых групп происходит на более высоком уровне таксономического дерева. Если хотя бы один вид из данной таксономической группы уже находится под охраной, то для сохранения эволюционно более широкого ряда представителей из этой группы, по возможности, необходимо сохранять виды, как можно более таксономически обособленные друг от друга.

Нам пока неизвестны случаи применения на практике методов сравнительной оценки таксономической отличительности при выборе видов или мест обитания, в которых эти виды обнаружены, с целью их сохранения. Результаты подобных разработок либо пока не приняты во внимание как критерии сохранения морского биоразнообразия, либо практическое применение индексов таксономической отличительности для отбора ключевых видов, имеющих статус приоритетного сохранения, объяснено недостаточно убедительно [4, 5, 33].

Далее на основе обновленного списка видов из пяти вышеуказанных регионов Чёрного моря с помощью индекса TaxDI [32, 33] рассчитано среднее значение индекса ( $\Delta^+$ ) и его вариабельности ( $\Lambda^+$ ) для таксоценов диатомовых бентоса из этих регионов. Также оценено их отклонение от среднеожидаемого уровня для всего моря и проведён межрегиональный анализ таксономического разнообразия и структуры таксоценов диатомовых [4].

Значения индексов  $\Delta^+$  (рис. 2 А) и  $\Lambda^+$  (рис. 2 В) на графике располагаются в пределах 95 % доверительной воронки или эллипса, спроецированных на плоскость и сужающихся в направлении увеличения числа видов в выбранном подмножестве.

Положение точек по отношению к границам воронки характеризует достоверность отклонения значения индексов таксономической отличительности от среднеожидаемых



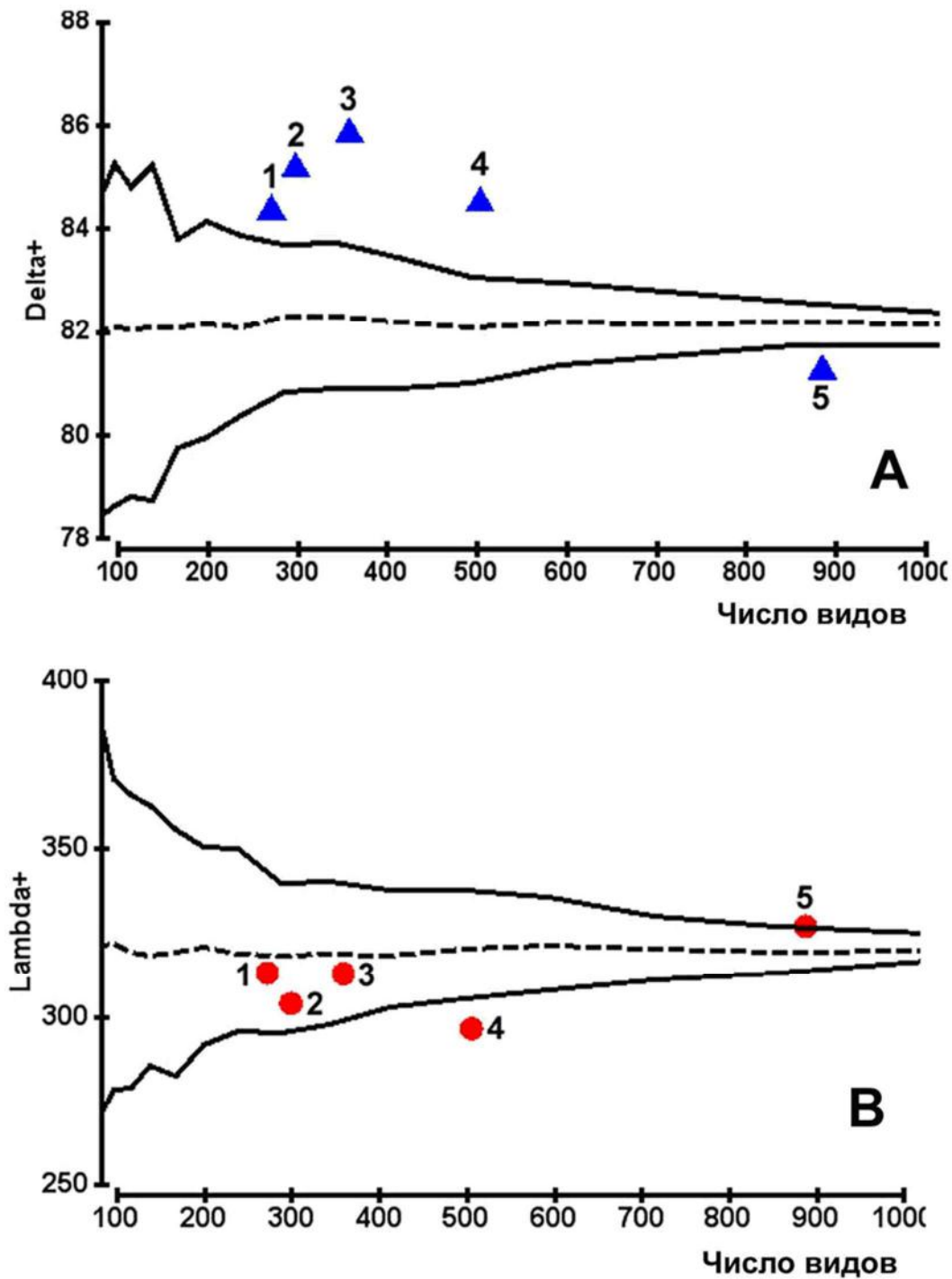


Рис. 2 Оценка таксономического разнообразия бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в различных регионах Чёрного моря: А – на основе индекса  $\Delta^+$ ; В – на основе индекса  $\Lambda^+$ . 1 – побережье Болгарии, 2 – побережье Кавказа, 3 – побережье Румынии, 4 – северо-западная часть Чёрного моря, 5 – побережье Крыма  
 Fig. 2 Taxonomical diversity of benthic diatoms (Bacillariophyta) from the Black Sea different regions: A – based on  $\Delta^+$  calculating; B – based on  $\Lambda^+$  calculating. 1 – Bulgarian coast; 2 – Caucasian coast; 3 – Romanian coast; 4 – Northern-Western part of the Black Sea; 5 – coast of Crimea

значений этих показателей, рассчитанных для всего списка видов. Доверительная воронка оконтуривает пределы изменений средних величин таксономических расстояний, рассчитанных между каждыми двумя видами в таксоцено диатомовых, выделенными при 1000-кратных случайных попарных выборках для каждого подмножества видов.

На уровне видов и ввт значение  $\Delta^+$  для таксоценов диатомовых у побережья Крыма наиболее низко ( $81.38 \pm 0.2$ ) и почти достигает среднеожидаемого значения для всей черноморской флоры Bacillariophyta ( $82.14$ ). Это обусловлено большой долей поливидовых ветвей в строении иерархического дерева, что приводит к понижению вертикальной выровненности в структуре таксоцено диатомовых данного региона.

В то же время значения индекса  $\Delta^+$  для остальных регионов намного выше (для СЗЧМ –  $84.07 \pm 0.2$ , для Болгарии –  $84.45 \pm 0.6$ , для Кавказа –  $85.1 \pm 0.2$ ), с максимумом для региона Румынии ( $85.9 \pm 0.2$ ), существенно превышающим верхнюю границу 95 % доверительной воронки (см. рис. 2 А). Это указывает на значительную долю олиговидовых ветвей, замыкающихся на таксономических уровнях рода и семейства, и определяет более уплощенную модель таксономической структуры сообществ диатомовых у берегов Румынии, Болгарии и Кавказа.

В структуре таксоцено диатомовых у берегов Румынии, по сравнению с другими регионами, в большей степени представлены олиговидовые таксономические группы, влияющие на увеличение значений  $\Delta^+$ . Помимо этого, более высокая, по сравнению со среднеожидаемой, выровненность иерархической структуры определяется и большой долей в составе таксоцено диатомовых у румынского побережья видов, которые формируют монотаксонные ветви, то есть последовательно агрегируются в один род, семейство, порядок. Таковыми у побережья Румынии являются виды с рангом высокой (*Aulacoseira distans*, *A. granulata*, *A. islandica*,

*A. italica*, *Asteromphalus flabellatus*, *A. robustus*, *Cerataulus turgidus*, *Pleurosira laevis*, *Endictya oceanica*, *Biddulphia vesiculosa*) и наивысшей (*Orthoseira roeseana*, *Hannaea arcus*, *Cavinula lacustris*) таксономической исключительности (см. табл. 3 и 4). Именно такие монотаксонные ветви, как указывалось выше, характеризуются наибольшим приоритетом сохранения, поскольку их исчезновение может вызвать потерю целого таксона высокого ранга – семейства или даже порядка, что существенно нарушает всю структуру иерархического дерева региональной флоры и снижает значение индекса  $\Delta^+$ .

В целом структура филогенетического дерева таксоцено диатомовых региона Румынии характеризуется высокой таксономической выровненностью наряду с широкой вариабельностью, что встречается нечасто. Обычно взаиморасположение точек на графиках  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$  носит «зеркальный» характер (см. пример региона Болгарии).

Сходные тенденции выявлены и для региона Кавказа, точка индекса  $\Delta^+$  которого также расположена на графике выше границы вероятностной воронки (см. рис. 2 А). Подобная картина может быть обусловлена наличием в составе региональной флоры диатомовых следующих видов, формирующих монотаксонные ветви: *Asteromphalus flabellatus*, *Cymatoseira belgica* Grunow, *Biddulphia rostrata* var. *alata*, *Delphineis surirella*. Проведенные нами ранее [4, 5] модельные расчёты по изучению характера изменения индекса  $\Delta^+$  в зависимости от присутствия в структуре таксоцено видов с высоким рангом исключительности показали, что при исчезновении всего четырёх вышеотмеченных видов у побережья Кавказа расчётное значение  $\Delta^+$  снизится до 84.8. Если учесть, что для северо-кавказского региона 95 % доверительный диапазон расчетных значений  $\Delta^+$  при 1000-кратной выборке случайных пар внутривидовых таксонов находится в пределах  $\pm 0.2$ , то уменьшение значения  $\Delta^+$  приведёт к заметному снижению таксономического разнообразия и, как следствие, к редуцированию

структуры иерархического древа флоры диатомовых региона.

Таким образом, присутствие или отсутствие лишь немногих видов, формирующих монотаксонные ветви и имеющих ранг высшей таксономической исключительности, оказывает существенное влияние на структуру иерархического древа таксоцена, изменяя положение точки  $\Delta^+$  региона по отношению к границам доверительной воронки на графике. Именно определённое соотношение различных по степени насыщенности внутривидовыми таксонами ветвей на иерархическом древе диатомовых региона Румынии и обуславливает его отличительность по характеру компонентов выровненности ( $\Delta^+$ ) и варибельности ( $\Lambda^+$ ) таксономической структуры, как по сравнению с другими регионами, так и со среднеожидаемыми значениями этих показателей, рассчитанными для всего Чёрного моря.

Значения  $\Delta^+$ , соответствующие шельфовой зоне Болгарии (84.45) и СЗЧМ (84.07), также лежат на графике вблизи или немного выше 95 % границы вероятностной воронки. Значение  $\Delta^+$  для акватории Крыма (81.38) на графике расположено немного ниже 95 % границы вероятностной воронки и вблизи линии среднеожидаемого значения  $\Delta^+$ , рассчитанного для флоры Чёрного моря. Это позволяет говорить о том, что на шельфе Крыма выровненность филогенетической структуры таксоцена диатомовых характеризуется значениями, близкими к среднеожидаемому для всего моря. Вдоль всего иерархического древа, начиная с субвидового уровня, наблюдается пропорциональность в отношении числа низших таксонов к высшим, при последовательной агрегации к вышележащим иерархическим уровням. Полученная модель таксономического разнообразия обусловлена максимальной видовой насыщенностью в структуре таксоцена диатомовых у побережья Крыма (вид / род = 7), по сравнению с минимальной насыщенностью в структуре флоры у побережья Румынии (4.2). Отметим, что если наличие (или исчезновение)

моно- и олиговидовых таксонов в отдельных регионах влечёт заметное смещение точек на графике индекса таксономической отличительности ( $\Delta^+$ ), то варибельность таксономической структуры ( $\Lambda^+$ ) меняется при этом слабо.

При оценке варибельности распределения таксонов вдоль иерархического древа только точки, соответствующие регионам Болгарии, Кавказа, Румынии и Крыма, на графике (рис. 2 В) расположились вблизи среднеожидаемого значения индекса  $\Lambda^+$ , которое рассчитано как среднее из 1000 случайных комбинаций значений  $\Lambda^+$  при учёте ряда подмножеств, содержащих разное число подвидов (50, 60, 70 ... 550). Такие результаты означают, что характер агрегированности низших таксонов в таксоны более высокого ранга для вышеотмеченных регионов достаточно сходен с характером агрегированности таксонов вдоль иерархического древа, которое соответствует общему списку видов для всего Чёрного моря.

Показатель  $\Lambda^+$ , характеризующий варибельность индекса TaxDI  $\Delta^+$ , для большинства районов находится в пределах 95 % воронки, за исключением СЗЧМ. Такое низкое значение индекса  $\Lambda^+$  ( $293.0 \pm 0.2$ ) указывает на незначительную варибельность таксономического разнообразия таксоценов диатомовых бентоса в данном регионе. Для шельфа Крыма показатель индекса  $\Delta^+$  ( $327.13 \pm 4.2$ ) находится у верхнего предела 95 % вероятности, что свидетельствует о широкой варибельности таксономического разнообразия таксоценов донных диатомовых крымской сублиторали.

Наши расчёты показали, что при небольшом числе рассматриваемых таксономических уровней (3–4) отмечается обратная связь между изменением значений  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$ . В подтверждение этого факта, для крымского шельфа отмечено высокое значение  $\Delta^+$  наряду с минимальными значениями  $\Lambda^+$ .

Такая же тенденция («зеркальность» положения точек на графиках  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$ ) выявлена для акваторий СЗЧМ и Кавказа.

Однако в общем виде характер взаимосвязи между этими показателями не всегда описывается обратной зависимостью и определяется, в главной мере, особенностями иерархической структуры таксоценоза в каждом отдельном регионе. Существует мнение [25], что колебания индекса  $\Delta^+$  больше отражают изменения таксономической структуры сообщества под влиянием, в основном, антропогенного воздействия и эвтрофирования, тогда как колебания индекса  $\Lambda^+$  определяются, как правило, влиянием природных факторов.

Ещё более наглядно одновременное представление обоих значений индекса TaxDI таксоценоза донных диатомовых Чёрного моря по отношению к плоскости бивариантных эллипсов, границы которых соответствуют 95 % вероятностным контурам облака распределения точек значений  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$ , рассчитанных при 1000-кратных случайных комбинациях для ряда подмножеств из разного числа видов (S) (рис. 3).

Напомним, что наша межрегиональная оценка видового богатства диатомовых базируется на компиляции собственных количественных данных с известным числом проб и данных других авторов, представляющих общие списки видов. Такая разнородность первичных данных не позволяет статистически оценить погрешность расчётов разнообразия при межрегиональном сравнении. Учитывая недостаточный уровень изученности видового богатства донных диатомовых при региональных исследованиях (т.е. сравнительно небольшое число проб, по отношению к общей площади региона, состоящего из экологически разнородных биотопов), нам пришлось вынужденно экстраполировать результаты оценки ожидаемого видового богатства локальных выборок на более высокий региональный уровень без строгой проверки достоверности принадлежности выборок генеральной совокупности, как было рекомендовано ранее [9].

В данном случае, результаты расчётов, выполненные на основе ограниченного числа

проб и в пределах локальных участков дна, не следует рассматривать как полностью окончательные; они, безусловно, открыты для последующего уточнения по мере накопления новых данных по видовому составу диатомовых из ранее неисследованных биотопов.

Заметим, что результаты анализа TaxDI с учётом всех зарегистрированных видов флоры бентосных диатомовых Чёрного моря хотя и позволяют выявить межрегиональные отличия в таксономической структуре, но не дают объяснений топологических причин, приводящих к отклонениям региональных значений индексов  $\Delta^+$  или  $\Lambda^+$  от среднеожидаемых значений. Такие отклонения могут быть связаны с неравномерной представленностью в архитектонике каждого регионального древа олиго- и монотаксонных филогенетических ветвей, входящих в состав разных классов Bacillariophyta.

Исходя из вышесказанного, представляется важным проведение сравнительного межрегионального анализа таксономической структуры отдельно по каждому из трёх классов диатомовых, с целью получения дополнительной информации о влиянии таксонов, формирующих их филогенетические ветви, на степень и характер отклонения показателей TaxDI структуры таксоценоза от среднеожидаемого уровня в целом.

В классе Coscinodiscophyceae, эволюционно наиболее древнем среди донных диатомовых Чёрного моря, отмечено 106 видов и ввт (см. табл. 1). Рассчитанные точки значений индексов  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$ , соответствующие представителям данного класса из регионов Румынии, СЗЧМ, Крыма и Кавказа, лежат на графиках вблизи среднеожидаемой линии (рис. 4 А, В). Это указывает на сходство структуры региональных флор диатомовых в пределах данного класса с иерархической структурой и среднеожидаемым значениями, рассчитанными исходя из параметров таксономического древа, включающего весь список видов и ввт этого класса в Чёрном море.

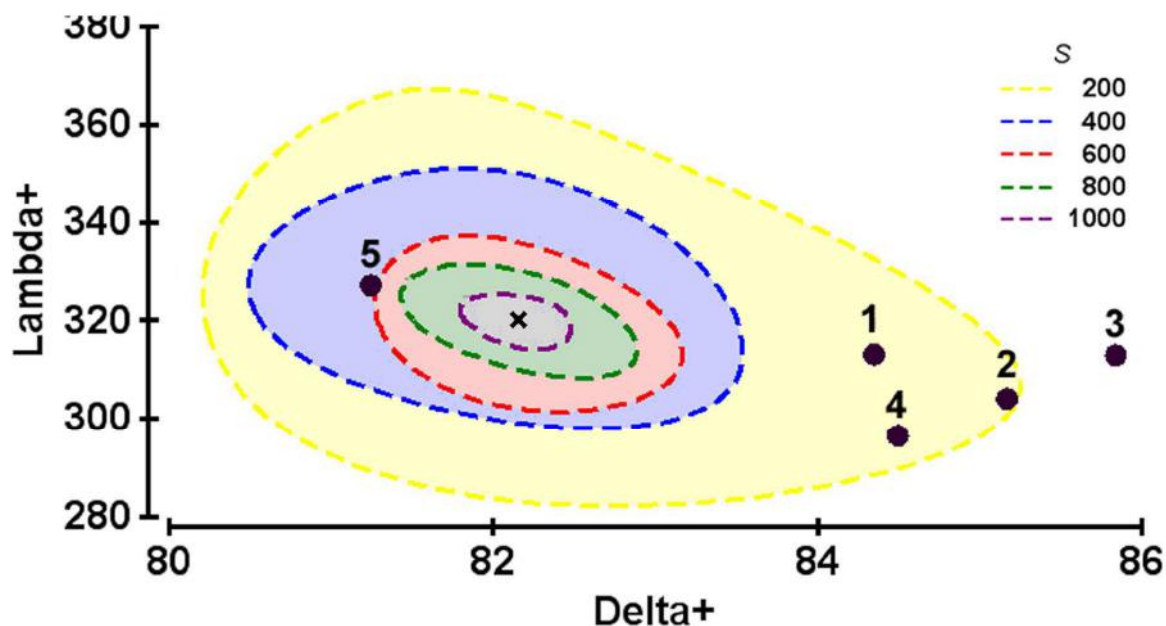


Рис. 3 Расположение на эллипсе значений индекса TaxDI ( $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$ ) для таксоценов диатомовых из регионов: 1 – побережье Болгарии, 2 – побережье Кавказа, 3 – побережье Румынии, 4 – СЗЧМ, 5 – побережье Крыма. × – среднее ожидаемое значение индекса TaxDI, рассчитанное на основе мастер-листа Bacillariophyta всего Чёрного моря

Fig. 3 Taxonomical diversity indices ( $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$ ) on the bivariate ellipse for diatom taxocenes from five regions: 1 – Bulgarian coast, 2 – Caucasian coast, 3 – Romanian coast, 4 – NWBS, 5 – coast of Crimea. × – expected average level of TaxDI, based on master-list of Bacillariophyta for the whole Black Sea

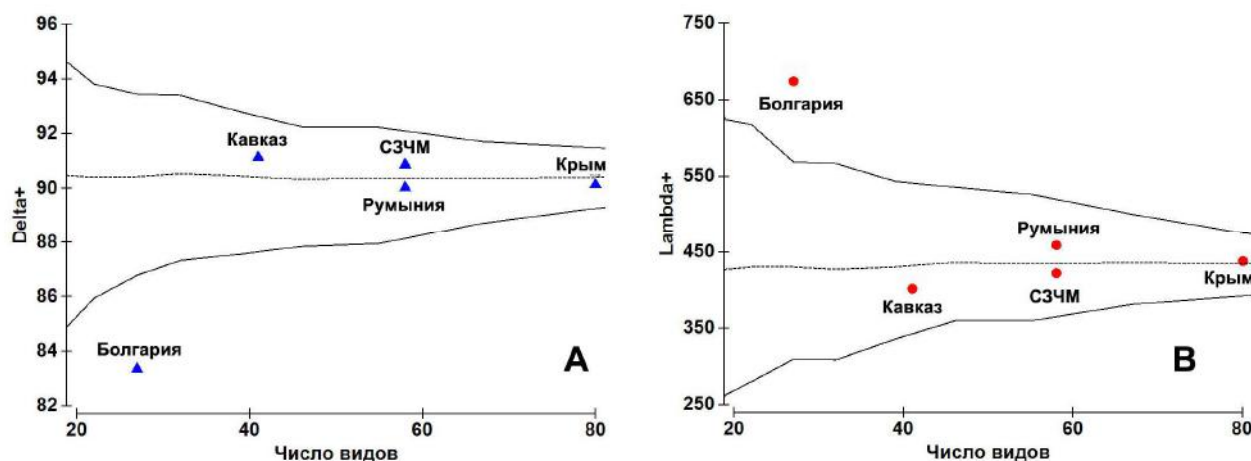


Рис. 4 Индексы TaxDI, рассчитанные по классу Coscinodiscophyceae для каждого из 5 регионов: А – значения индекса AvTD; В – значения индекса VarTD; пунктир – среднее ожидаемое значения индексов для данного класса для всего Чёрного моря

Fig. 4 TaxDI indices calculated for the class Coscinodiscophyceae for every 5 regions: А – AvTD value; В – VarTD value; dotted line – expected average level of TaxDI, based on list of the class for the whole Black Sea

В регионе Болгарии значение  $\Delta^+$  ( $83.33 \pm 0,8$ ), соответствующее классу *Coscinodiscophyceae*, находится на графике за пределами нижней границы 95 % доверительной воронки. Напротив, значение индекса варибельности  $\Lambda^+$  максимально (673.9), в соответствии с принципом «зеркальности», о котором уже упоминалось выше. Такие исключительные особенности структуры древа диатомовых класса *Coscinodiscophyceae* у берегов Болгарии могут быть объяснены снижением иерархического уровня таксономического разнообразия и минимальной выровненностью.

При рассмотрении таксоцена диатомовых в регионе Болгарии отмечена наибольшая степень агрегированности таксонов низшего уровня в таксоны более высокого ранга. Так, около 56 % общего числа исходных ввт данного класса в этом районе объединяются всего в три наиболее богатых рода (*Coscinodiscus*, *Hyalodiscus* и *Melosira* – 9, 3 и 3 вида соответственно), и около 52 % ввт – в два наиболее представительных семейства (*Coscinodiscaceae* и *Hyalodiscaceae*). Такие топологические особенности структуры обуславливают заметную редукцию всего филогенетического древа класса *Coscinodiscophyceae*, наряду с возрастанием варибельности средней длины таксономического пути между двумя случайно выбранными видами или ввт для разноразмерных подмножеств видов. Для остальных регионов степень агрегированности исходных ввт до уровня рассматриваемых трёх родов и двух семейств данного класса ниже и составляет соответственно: для Крыма – 24.7 и 22.0 %, Кавказа – 29.3 и 19.5, СЗЧМ – 29.3 и 25.9, Румынии – 32.7 и 27.6.

Следовательно, наименее выровненная (или наиболее «уплощённая») иерархическая структура древа представителей класса *Coscinodiscophyceae* у побережья Болгарии определяет и самые низкие значения индекса  $\Delta^+$ , что может быть обусловлено присутствием во флоре значительной доли поливидовых таксонов. Однако наличие в структуре древа региона также и моновидовых ветвей, которые филоге-

нетически объединяются с поливидовыми ветвями лишь на иерархическом уровне высокого ранга (порядок или класс), определяет наиболее высокую степень варибельности таксономических дистанций между любыми парами ввт из числа зарегистрированных в данном регионе. Очевидно, что дистанция таксономической близости между парой видов, относящихся к одному роду, ниже, чем для пары видов, принадлежащих к разным семействам. Отсюда следует, что значение индекса  $\Lambda^+$  для представителей класса *Coscinodiscophyceae* у берегов Болгарии оказывается наибольшим.

В пределах класса *Fragilariophyceae* наибольшее значение индекса TaxDI отмечено для побережья Кавказа ( $\Delta^+ = 89.4 \pm 1,0$ ). Соответствующая точка на графике находится за пределами верхней границы доверительной воронки (рис. 5).

Для Румынии значение  $\Delta^+$  минимально (83.2) и находится ближе всего к среднеожидаемому для данного класса, остальные регионы характеризуются несколько повышенными значениями компонента выровненности (т.е. сохранена относительная пропорциональность в представленности таксонов на последовательных уровнях иерархического древа), по сравнению со среднеожидаемым значением  $\Delta^+$  для всей флоры диатомовых Чёрного моря в пределах класса *Fragilariophyceae*. Таксономическая структура для региона Кавказа характеризуется наивысшей степенью выровненности за счёт меньшей, по сравнению с другими районами, степени агрегации исходных ввт в таксоны более высокого иерархического уровня. Так, степень агрегации в два наиболее представительных семейства (*Fragilariaceae*, *Licmorhagaceae*) для Кавказского региона составляет около 59 % исходного числа ввт. Для остальных трёх рассматриваемых регионов доля общего числа исходных ввт, агрегированных в два наиболее представительных семейства, составляет 68 % для Болгарии, 69 % – для Крыма, 72 % – для СЗЧМ и 74.5 % – для Румынии.

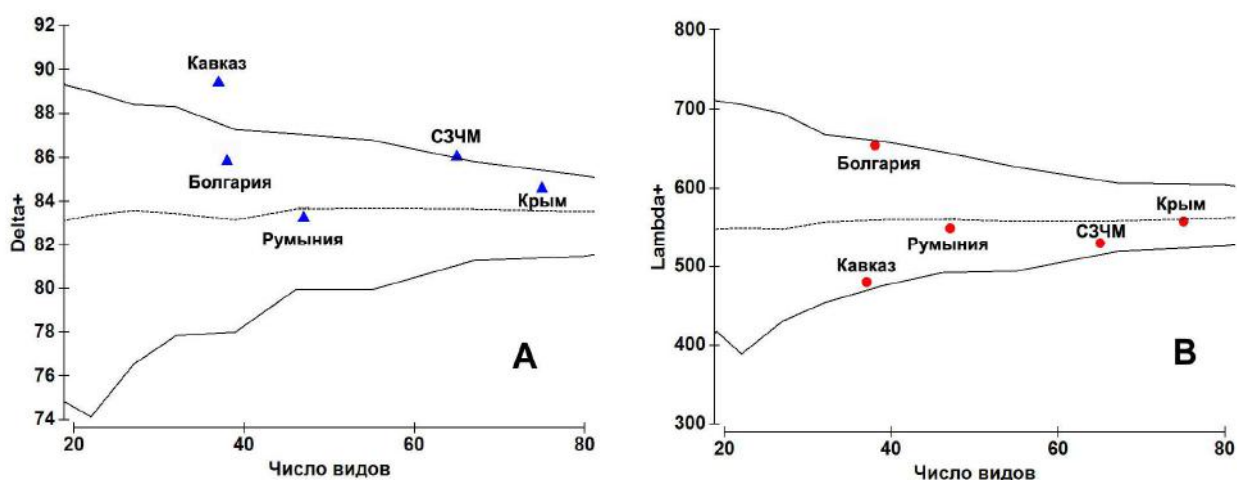


Рис. 5 Индексы TaxDI, рассчитанные по классу Fragilariophyceae для каждого из 5 регионов: А – значения индекса AvTD; В – значения индекса VarTD; пунктир – среднежидаемые значения индексов для данного класса для всего Чёрного моря

Fig. 5 TaxDI indices calculated for the class Fragilariophyceae for every 5 regions: A – AvTD value; B – VarTD value; dotted line – expected average level of TaxDI, based on list of the class for the whole Black Sea

Наименьшее значение индекса  $\Delta^+$  отмечено для района Кавказа (479.63), а наибольшее – для региона Болгарии (653.87), однако в обоих случаях соответствующие точки на графике (см. рис. 5 В) не выходят за границы воронки. Точки, соответствующие регионам Румынии, СЗЧМ и Крыма, лежат вблизи среднежидаемой линии, т.е. степень вариабельности индекса таксономической отличительности в пределах класса Fragilariophyceae близка к среднежидаемому значению  $\Delta^+$ , рассчитанному для всего Чёрного моря.

Для самого многочисленного класса Bacillariophyceae (891 вид и ввт) таксономическая структура характеризуется наименьшей иерархической выровненностью. Точки на графике  $\Delta^+$  лежат значительно выше среднежидаемой для всех четырёх регионов, причём для СЗЧМ и Кавказа – даже за пределами верхней границы воронки (рис. 6).

Точка, соответствующая значению  $\Delta^+$  для Крыма, находится на графике за пределами нижней границы воронки. Напротив (по принципу «зеркальности»), значения  $\Delta^+$  для этих же районов находятся на графике ниже среднежидаемого уровня, что указывает на высокую таксономическую вариабельность таксоценов диатомовых для данных регионов.

Значение индекса  $\Delta^+$  для региона Крыма (90.12), по сравнению с остальными районами, наиболее близко к среднежидаемому значению, рассчитанному для класса Bacillariophyceae по всему Чёрному морю (90.6), хотя и выходит за нижний предел 95 % доверительного интервала. Максимальные значения  $\Delta^+$ , соответствующие регионам СЗЧМ ( $92.0 \pm 1.0$ ) и Кавказа ( $91.88 \pm 1.0$ ), превышают верхний предел доверительной границы. Высокие значения индекса  $\Delta^+$  отмечены также для регионов Болгарии и Румынии (соответственно  $91.68 \pm 8.0$  и  $91.22 \pm 24.9$ ), что может определяться более высокой (по сравнению с шельфом Крыма) степенью агрегированности таксонов низшего уровня класса Bacillariophyceae в высшие в данных регионах, которая отмечается на всех уровнях иерархии (род, семейство, порядок) (см. рис. 6).

Так, пять наиболее обильных в микрофитобентосе Чёрного моря родов, представленные в акватории Крыма следующим соотношением видового богатства – *Navicula* (91 вид и ввт), *Nitzschia* (84), *Amphora* (70), *Cocconeis* (52) и *Diploneis* (38), объединяют 45.8 % общего числа видов и ввт класса Bacillariophyceae (730).



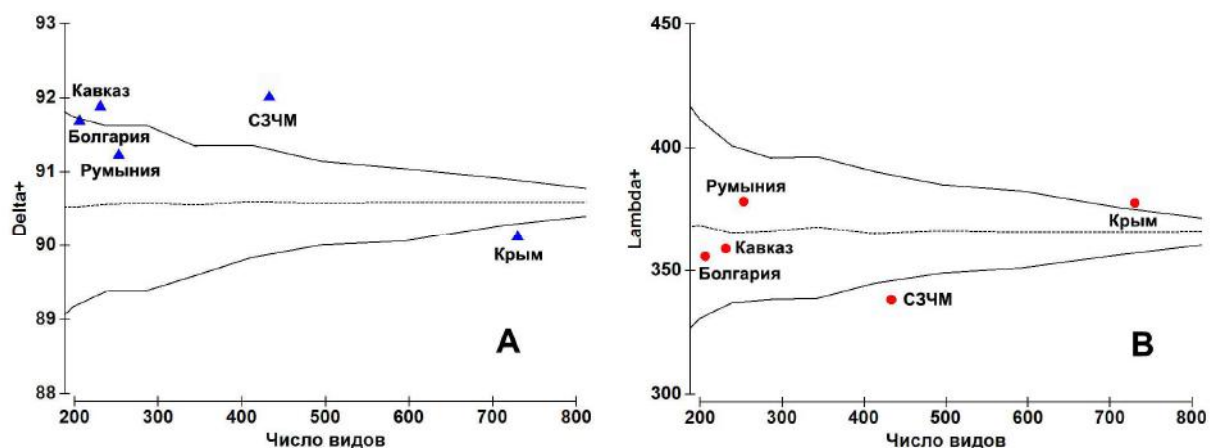


Рис. 6 Индексы TaxDI, рассчитанные по классу Bacillariophyceae для каждого из 5 регионов: А – значения индекса AvTD; В – значения индекса VarTD; пунктир – среднеожидаемые значения индексов для данного класса для всего Чёрного моря

Fig. 6 TaxDI indices calculated for the class Bacillariophyceae for every 5 regions: А – AvTD value; В – VarTD value; dotted line – expected average level of TaxDI, based on list of the class for the whole Black Sea

В то же время для остальных регионов объединение исходных видов и ввт из тех же пяти родов составляет: для Болгарии и СЗЧМ – по 46.6, для Кавказа – 47, для Румынии – 49.4%. Доля общего числа таксонов низшего уровня, агрегированных в наиболее представительные семейства (Bacillariaceae, Naviculaceae, Catenulaceae), для региона Крыма наибольшая и составляет 46.71 %, в то время как для СЗЧМ, Кавказа, Болгарии и Румынии – соответственно 40.65, 42.0, 43.20 и 43.50 %.

Наряду со снижением значения индекса AvTD для региона Крыма, вызванным понижением выровненности архитектуры древа, наблюдается заметное возрастание вариабельности – значение  $\Lambda^+$  ( $377.56 \pm 4.0$ ) на графике расположено на верхней границе воронки, немного выше среднеожидаемой для всего класса Bacillariophyceae Чёрного моря (см. рис. 6 В). Для регионов СЗЧМ, Болгарии и Кавказа наблюдается «зеркальное расположение» значений индекса вариабельности по отношению к индексу  $\Delta^+$ .

Для Румынии значение  $\Lambda^+$  ( $378.10 \pm 50.7$ ) также лежит на графике выше среднеожидаемой величины, хотя и не выходит за границы 95 % доверительного интервала. Здесь наблюдается выраженная асимметричность топологии так-

сономического древа Bacillariophyceae по отношению к условной оси симметрии, направленной поперек последовательных иерархических уровней, когда, наряду с моно- и олиготаксонными ветвями, в структуре также представлены и политаксонные ветви. Асимметричность иерархической структуры может формироваться под влиянием различных экологических факторов, значительно изменяющихся во временном и в пространственном аспектах. В таких случаях сообщество обычно характеризуется выраженной таксономической гетерогенностью, проявляющейся на разных иерархических уровнях.

Анализ отклонений от среднеожидаемого уровня положения точек  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$  на графике индексов TaxDI может быть использован для сравнительной оценки долговременных воздействий среды на особенности иерархического разнообразия таксоцены. Так, в регионах, для которых значения  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$  значительно превышают среднеожидаемый расчётный уровень индекса для всего Чёрного моря, в структуре таксоцены зачастую в большей степени представлены олиго- и монотаксонные ветви. Их наличие усиливает компонент вертикальной выровненности топологии иерархического древа, наряду с более широкой вариабельностью

структуры за счёт присутствия в составе таксоцены поливидовых ветвей. Особенности формирования такого конкретного таксоцены, в структуре которого более широко представлены регион-специфичные или филогенетически обособленные виды, по всей видимости, вызваны воздействием нескольких разноплановых факторов. В их числе можно указать, во-первых, стабильные и относительно однородные геоморфологические особенности донного ландшафта, что зачастую приводит к сужению разнообразия экологических ниш и развитию значительного числа стенобионтных видов. К акваториям с такими условиями относятся северо-западная и северо-восточная части Чёрного моря. В регионах Болгарии, Румынии и СЗЧМ шельф представляет собой слабо наклоненную отмель с плоскоравнинным рельефом, почти равномерно покрытую песчано-илистыми донными отложениями, характерными для абразионно-аккумулятивных зон и образованными выносом крупных рек – Днепра, Днестра, Буга, Дуная [10]. В регионе Кавказа, где проводились наши работы, напротив, узкая абразионная зона сублиторали с резким уклоном образована скалистым субстратом вулканического происхождения и практически лишена рыхлых грунтов вследствие сильных подводных течений. Исключение составляет район Колхидской низменности, где донные отложения сформированы наносами нескольких рек, спускающихся с Кавказских гор [10], но где Bacillariophyta не исследованы.

Иная картина наблюдается у черноморского побережья Крыма. Здесь можно отметить множество различных форм донного рельефа и типов донных отложений, что приводит к большему разнообразию экологических ниш, и, как следствие, к диверсификации таксономического разнообразия. В свою очередь, повышение разнообразия характеризуется усилением разветвленности иерархического древа таксоцены донных диатомовых, когда большинство исходных таксонов замыкается на филогенетически общем узле, соответствующем уровню рода или семейства. Отметим, что

доля монотаксонных ветвей в структуре иерархического древа региона Крыма может быть, с одной стороны, снижена за счёт обитания в данной акватории близкородственных видов. В свою очередь, обнаружение новых находок из числа таксономически обособленных редких видов может приводить к увеличению доли моно- и олиготаксонных ветвей в архитектонике древа в отдельных районах побережья. Таким образом, структура иерархического древа донных диатомовых у побережья Крыма может быть охарактеризована как наиболее близкая к среднеожидаемой структуре Bacillariophyta Чёрного моря и по величине индекса AvTD, и по его вариабельности VarTD.

Вышеизложенная нами гипотеза хорошо согласуется с такими общеизвестными закономерностями формирования биоразнообразия, как те, что «сложность сообщества снижается с ухудшением качества среды» [1] и «сообщества более разнообразны в пространственно гетерогенных местообитаниях» [6]. Иными словами, высокое разнообразие среды обитания, её неоднородность и значительное количество факторов системно связаны с высоким числом элементов сообщества и может быть оценено на основании анализа этих элементов и факторов их выравниваемости [6].

Не следует забывать и о факторе негативного антропогенного воздействия, которое может приводить к элиминации, в первую очередь, монотаксонных ветвей. Как упомянуто выше, исчезновение одного вида из моновидового рода, семейства или даже порядка влечёт за собой потерю всей ветви и снижение разнообразия. Такие виды и ввт характеризуются наивысшим рангом таксономической исключительности, поэтому их охрана имеет значение для сохранения генетического пула таксоцены. Применительно к донным диатомовым, одним из путей сохранения высокого таксономического разнообразия является поддержание неизменности экологических условий и минимизация негативных антропогенных воздействий в местах их обитания.

**Заключение.** Современное таксономическое богатство диатомовых бентоса Чёрного моря насчитывает 1094 вида и ввт, принадлежащих к 953 видам, 149 родам, 61 семейству, 32 порядкам и 3 классам. Наибольшее видовое богатство бентосных Bacillariophyta – у берегов Крыма – 81 % общего числа видов и в СЗЧМ – 51 %. У побережья Болгарии обнаружено 25, Румынии – 33, Кавказа – 28 % общего видового богатства диатомовой флоры Чёрного моря.

Максимальное флористическое сходство состава бентосных диатомовых выявлено для прибрежных регионов Крым – СЗЧМ. Вторая по значимости величина коэффициента отмечена на уровнях ввт и видов для регионов СЗЧМ – Румыния, а на уровнях родов, семейств и порядков – между регионами Кавказ – Румыния. Наименьших значений коэффициент сходства достигал в регионах Крым – Болгария (на всех таксономических уровнях).

Сравнительный межрегиональный анализ с применением индекса TaxDI показал, что максимальное значение индекса для таксоцена диатомовых отмечено у берегов Румынии, что обусловлено минимальной насыщенностью видами в структуре таксоцена (вид/род=4), приводящей к увеличению доли олиговидовых ветвей в структуре иерархического древа диатомовых данного региона. В то же время минимальное значение индекса  $\Delta^+$ , близкое к среднеожидаемому уровню для диатомовой флоры всего моря, отмечено у берегов Крыма, что указывает на большую долю поливидовых ветвей в структуре таксоцена диатомовых в регионе Крыма, обусловленную максимальной видовой насыщенностью (вид/род=7) и приводящую к понижению вертикальной выровненности иерархического древа.

Оценка показателей  $\Delta^+$  и  $\Lambda^+$  позволила получить дополнительную информацию о таксономических аспектах регионального разнообразия флоры диатомовых Чёрного моря, в том числе о характере агрегации низших таксонов в высшие вдоль филогенетических вет-

вей, соответствующих каждому из трёх классов Bacillariophyta.

В составе диатомовой флоры выделены 33 вида с рангом высокой таксономической исключительности, принадлежащих к моно- и олиговидовым ветвям. В классе Coscinodiscophyceae отмечено 21, Fragilariophyceae – 10, Bacillariophyceae – 2 таких вида. При исчезновении подобных видов из состава региональной флоры целая филогенетическая ветвь, включающая род, семейство и порядок, также элиминируется из таксономического древа бентосных Bacillariophyta данного региона.

Среди моно- и олиговидовых ветвей особо выделена группа из 12 регион-специфичных видов с рангом наивысшей таксономической исключительности, отмеченных только в одном из изученных регионов. У побережья Румынии и в районе СЗЧМ отмечено по 3 таких вида, у берегов Крыма – 6. Исчезновение подобных видов из флоры региона приводит к элиминации целой ветви (включающей род, семейство или порядок со специфическим геномом) из флоры всего моря, что вызовет понижение таксономического разнообразия, и, в свою очередь, заметные изменения архитектуры иерархического древа бентосных Bacillariophyta.

Применение индекса TaxDI позволяет выявить аспекты таксономического разнообразия в биотопе на основе иерархического древа таксоцена диатомовых бентоса, отклонения значений индекса от ожидаемого среднего уровня, рассчитанного для всего Чёрного моря в целом, а также статистически достоверно оценить региональные различия таксономической структуры, используя массивы исторических данных, представленные только простыми списками видов. Полученные результаты могут быть рекомендованы при разработке комплексных мер по сохранению биоразнообразия в условиях современного использования ресурсов Чёрного моря.

**Благодарности.** Автор глубоко признателен к.б.н. А.Н. Петрову (ФГБУН ИМБИ) за помощь и ценные замечания при подготовке работы.

1. Алимов А.Ф. *Элементы теории функционирования водных экосистем*. Санкт-Петербург : ЗИН РАН, 2000. 147 с. [Alimov A.F. *Elements of aquatic ecosystem function theory*. Sankt-Peterburg: ZIN RAS, 2000, 147 p. (in Russ.)]
2. Генкал С.И., Трифонова И.С. *Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна* / ред. В.Г. Девяткин; Ин-т биологии внутренних вод РАН; Ин-т озераведения РАН. Рыбинск : Рыбинский Дом печати, 2009. 72 с. [Genkal S.I., Trifonova I.S. *Diatomovye vodorosli planktona Ladozhskogo ozera i vodoemov ego basseina*. V.G. Devyatkin (Ed.) In-t Biologii Vnutrennikh Vod RAS; In-t Ozerovedeniya RAS. Rybinsk: Rybinskii Dom pečhati, 2009, 72 p.]
3. Гусяков Н.Е., Закордонец О.А., Герасимюк В.П. *Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Чёрного моря и прилегающих водоемов*. Киев : Наукова думка, 1992. 115 с. [Guslyakov N.E., Zakordonets O.A., Gerasimyuk V.P. *Atlas diatomovykh vodoroslei bentosa severo-zapadnoi chasti Chernogo morya i prilgayushchikh vodoemov*. Kiev: Naukova dumka, 1992, 115 p.]
4. Неврова Е.Л. Бентосные диатомовые водоросли (Bacillariophyta) Чёрного моря: разнообразие и структура таксоценов различных биотопов : дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2015. 445 с. [Nevrova E.L. Bentosnye diatomovye vodorosli (Bacillariophyta) Chernogo morya: raznoobrazie i struktura taksotsenov razlichnykh biotopov: diss. ... dokt. biol. nauk. Moscow, 2015. 445 p.]
5. Неврова Е.Л., Петров А.Н. Таксономическое разнообразие диатомовых бентоса Чёрного моря // *Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования* / ред. Ю. Н. Токарев, З. З. Финенко, Н. В. Шадрин ; НАН Украины, Ин-т биологии южных морей. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 60–85. [Nevrova E.L., Petrov A.N. Taksonomicheskoe raznoobrazie diatomovykh bentosa Chernogo morya. In: *The Black Sea microalgae: problems of biodiversity preservation and biotechnological usage*. Tokarev Yu.N., Finenko Z.Z., Shadrin N.V. (Eds). NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol: ECOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 60-80. (in Russ.)]
6. Протасов А.А. *Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология* / НАН Украины, Ин-т Гидробиологии. Киев : Б. и., 2002. 106 с. [Protasov A.A. *Bioraznoobrazie i ego otsenka. Kontseptual'naya diversikologiya*. NAS Ukrainy, In-t Gidrobiologii. Kiev, 2002, 106 p.]
7. Прошкина-Лавренко А.И. *Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря*. Москва ; Ленинград : Изд. АН СССР, 1963. 243 с. [Proshkina-Lavrenko A.I. *Diatomovye vodorosli bentosa Chernogo morya*. Moscow; Leningrad: Publ. AN SSSR, 1963, 243 p.]
8. Рябушко Л.И. *Микрофитобентос Чёрного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. 416 с. [Ryabusko L.I. *Microphytobenthos of the Black Sea*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2013, 416 p. (in Russ.)]
9. Урбах В.Ю. *Биометрические методы*. Москва : Высшая школа, 1964. 416 с. [Urbakh V.Yu. *Biometricheskie metody*. Moscow: Vysshaya shkola, 1964, 416 p.]
10. *Чёрное море : сборник*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1983. 408 с. [*Chernoe more: sbornik*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983, 408 p.]
11. *Algae of Ukraine. Diversity. Nomenclature. Taxonomy. Ecology and Geography. 2. Bacillariophyta*. Tsarenko P.M., Wasser S.P., Nevo E. (Eds.). Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2009, 413 p.]
12. Bodeanu N. Structure et dynamique de l'algoflore unicellulaire dans les eaux du littoral Roumain de la mer Noire. *Cercetari Marine "Recherches Marines"*, 1987–1988, no. 20/21, pp. 19–251.
13. Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 1957, vol. 27, no. 4, pp. 325–349.
14. Bukhtiyarova L.N. *Diatoms of Ukraine. Inland waters*. National Academy of Sciences of Ukraine, N. G. Kholodny Institute of Botany. Kyiv, 1999, 133 p.]
15. *Catalogue of Diatom Names: on-line Version*. Comp. by E. Fourtanier, J.P. Kociolek. California Academy of Sciences. 2011. Available at: <http://researcharchive.calacademy.org/research/diatoms/names> [accessed 2015.12.17].
16. Clarke K.R., Gorley R.N. *PRIMER 5: User Manual. Tutorial*. Plymouth: PRIMER-E, 2001, 92 p.]
17. Clarke K.R., Warwick R.M. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2<sup>nd</sup> ed. PRIMER-E: Plymouth, 2001, 154 p.]
18. *Dendroscope 2.7.4*. Software for phylogenetic relationships. Copyright 2002–2014 BrotherSoft.com Available at: <http://www.brothersoft.com/dendroscope-42407.html> [accessed 2015.12.17].

19. Fourtanier E., Kociolek J.P. Catalogue of Diatom Genera. *Diatom Research*, 1999, vol. 14, iss. 1, pp. 1–190.
20. Fourtanier E., Kociolek J.P. Addendum to Catalogue of the Diatom Genera. *Diatom Research*, 2003, vol. 18, iss. 2, pp. 245–258.
21. Karydis M. Eutrophication assessment of coastal waters based on indicators: a literature review. *Global NEST Journal*, 2009, vol. 11, no. 4, pp. 373–390.
22. Levkov Z. *Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Volume 5: Amphora sensu lato*. H. Lange-Bertalot (Ed.). Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2009, 916 p.
23. Magurran A.E. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Publishing, 2004, 256 p.
24. Mann D.G., Droop S.J.M. 3. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms. *Hydrobiologia*, 1996, vol. 336, iss.1, pp. 19–32.
25. Mouliott D., Gaillard S., Aliaume C., Veriaque M., Belsher T., Troussellier M., Chi T. Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environmental based on macrophyte communities. *Ecological Indicators*, 2005, vol. 5, no. 1, pp. 1–17.
26. Nevrova E. Benthic diatoms of the Black Sea: inter-regional analysis of diversity and taxonomic structure. In: *22nd International Diatom Symposium* (Ghent, 26-31 Aug. 2012) : Programme [Additional abstracts]. Ghent, 2012, pp. 35.
27. Petrov A., Nevrova E. Database on Black Sea benthic diatoms (Bacillariophyta): its use for a comparative study of diversity peculiarities under technogenic pollution impacts. In: *Proceedings Ocean Biodiversity Informatics: Intern. Conf. on Marine Biodiversity Data Management*. (Hamburg, Germany, 29 Nov. – 1 Dec., 2004). Vanden Berghe E., Appeltans W., Costello M.J., P. Pissierssens P. (Eds). Paris, 2007, pp. 153-165. (VLIZ Special Publication, 37.)
28. Petrov A., Nevrova E., Terletskaia A., Milyukin M., Demchenko V. Structure and taxonomic diversity of benthic diatoms assemblage in a polluted marine environment (Balaklava bay, Black Sea). *Polish Botanical Journal*, 2010, vol. 55, no. 1, pp. 183–197.
29. Reid G. *A revision of the family Pleurosigmales*. *Diatom Monographs*. A. Witkowski (Ed.). Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2012. Vol 14. 163 p.
30. Riaux-Gobin C., Witkowski A., Compère P. SEM survey and taxonomic position of small-sized *Achnanthes* (Bacillariophyceae) from coral sand of Réunion Island (Western Indian Ocean). *Vie et Milieu – Life and Environment*, 2010, vol. 60, iss. 2, pp. 157–172.
31. Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. *The diatoms. Biology and morphology of the genera*. Cambridge: Cambridge University press, 1990, 747 p.
32. Warwick R.M., Clarke K.R. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 1998, vol. 35, no. 4, pp. 532–543.
33. Warwick R.M., Clarke K.R. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 2001, vol. 39, pp. 201–231.
34. Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of Marine coast 1. In: Lange-Bertalot, H. (Ed.) *Iconographia Diatomologica. Annotated diatom micrographs. Vol. 7. Phytogeography-Diversity-Taxonomy*. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2000, pp. 1-925.

Поступила 14 декабря 2015 г.

**The structural basis of regional differences in taxonomic diversity of benthic diatoms (Bacillariophyta) of the Black Sea. E. Nevrova.** The important aim for preservation of the Black Sea microalgae is evaluation of diatom flora diversity and revelation of its formation patterns. The focus of this paper is analysis of benthic diatoms diversity in the regions of Northern shelf of the Black Sea and disclosure of the causes for their differences on the different hierarchical levels within each of the three classes of Bacillariophyta. Based on the own sampling surveys results and published sources, the revision of benthic diatom flora of the Black Sea was evaluated and current taxonomic diversity was estimated by using of Taxonomical Distinctness Indices (TaxDI). Updated diatom inventory from 5 regions (Bulgarian, Romanian, North-Western, Crimean and Caucasian shelf) holds 1094 species and intraspecific taxa, pooled in 953 species, 149 genera, 61 families, 32 order and 3 classes Bacillariophyta. Current taxonomic richness of the Black Sea benthic diatoms has 1094 species and intraspecific taxa (953 species, 149 genera, 61 families, 32 orders and 3 classes). At the Crimean coast registered 884 species (81 % of the total species number), at NWBS – 556 (51 %) off the coast of Bulgaria – 271 (25 %), Romania – 358 (33 %), the Caucasus – 310 (28 %).

Mean TaxDI values ( $\Delta^+$  and  $\Lambda^+$ ) for diatom assemblages from these regions were calculated and its deviation from expected average level, corresponding to Black Sea master-list, was assessed. Deviation of the index from expected average level in each of the three classes was found to depend on the structure of the phylogenetic branches. The greatest influence on the hierarchical tree of Bacillariophyta is revealed to bring the mono- and oligospecies branches. Character of deviation of the regional diatom flora structure from expected average level is caused of the species, which forming a mono- or oligospecies branches up to the node of order. Suchlike species (33) with high rank of taxonomic exclusiveness are highlighted from the several regions. Disappearance of such species leads to reducing of entire phylogenetic branch from the regional tree of Bacillariophyta. Among mono- and oligospecific taxa the group of 12 species was marked out particularly. These species have the highest rank of taxonomic exclusiveness and were cited once in the only regions. Elimination of these species from the regional flora entails to disappearance of the monospecies branch (including genus, family and order) from the Black Sea flora. It would determine the decrease of taxonomic diversity and significant changes in hierarchical tree of Bacillariophyta as the concrete region as well the whole Black Sea. Structure of regional tree of Crimean region almost approached the expected mode for the whole Black Sea diatom flora. The value of  $\Delta^+$  for Crimean coast was the lowest (81.38). It may evidence about great share of polyspecies branches in the hierarchical tree and the maximum value of species/genus ratio (7) and lead to decreasing the vertical evenness in diatom taxocene structure for Crimea. On the contrary, the value of  $\Delta^+$  for Romania coast was highest (85.9). It were caused of great number of oligospecies branches closing up on genus and family taxonomic levels and minimum value of this ratio (4) and determined more flattened pattern of taxonomical tree structure.

**Key words:** benthic diatoms, Black Sea, Taxonomic Distinctness Indices, rank of taxonomic exclusiveness, hierarchical tree of Bacillariophyta, mono-, oligo- and polyspecies branches.